Das
Cribrum der Säugetiere

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Alexanders-Universität Erlangen

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt von

Wilhelm Blendinger
aus Gleisenau

Tag der mündlichen Prüfung: 14. März 1904

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1904

5

Sonderabdruck aus »Morpholog. Jahrbuch«. Bd. XXXII. Heft 3.

Der Nasenschlauch der Säugetiere unterscheidet sich von dem gleichnamigen Organ bei den Sauropsiden durch die Kürze des Vorhofs und die bedeutende Länge der Muschelzone. Die einzelnen Bestandteile der letzteren sind durchweg sehr groß. Die Choanenöffnung an der später zum Ductus nasopharyngeus geschlossenen Gaumenrinne des Munddaches, sowie der Choanengang sind sagittal ausgezogen, ebenso wird die Aulax durch sagittales Wachstum eine langgestreckte Seitennische, der Muschelwulst sehr kräftig und meist sowohl dorsal wie ventral eingerollt. Am meisten charakteristisch aber ist die ungeheure Entwicklung des Sakters, welcher einen sehr bedeutenden Massenanteil am Aufbau der Muschelzone nimmt. Denn er ist sowohl dorsal, wie lateral, wie sagittal stark ausgedehnt und die dem Riechhügel der Vögel homolog erkannte Einbuchtung seiner lateralen Wand zwischen dem Gesimsgrat und dem Dorsalgrat ist zum Rhachiswulst, Nasoturbinale, geworden. Damit nicht genug wird hinter der Muschelzone ein stilistisch neuer, den Sauropsiden anscheinend durchaus fremder Abschnitt, die Siebbeinzone oder kurzweg das Cribrum entwickelt.

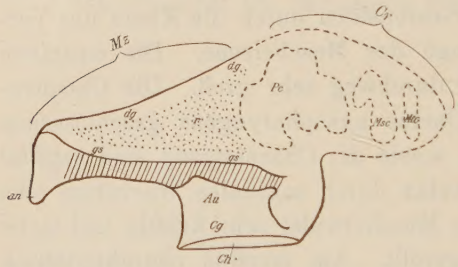
Da mein Kollege Dr. A. Beecker, welcher die eben rekapitulierten morphologischen Merkmale zuerst klar ausgesprochen hat, aus äußeren Gründen die genauere Beschreibung des Cribrums unterlassen mußte, habe ich auf den Rat des Herrn Professor Dr. A. Fleischmann gern die Aufgabe übernommen, diese Lücke unserer Kenntnisse

durch genaue Untersuchungen auszufüllen, und die Studien gerade da weiter geführt, wo Dr. BEECKER (2) sie abzubrechen gezwungen war. Bevor ich die Schilderung der neuen Resultate beginne, drängt es mich, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für die Anregung und die reich gewährte Unterstützung bei der Bearbeitung des schwierigen Stoffes meinen herzlichen Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Privatdozenten Dr. E. ZANDER für die große Hilfe, welche er mir bei der Ausführung der technischen Arbeit zuteil werden ließ.

5. *Allgemeine Charakteristik des Cribrums.*

Das Cribrum (Textfig. 1 *Cr*), der hintere Teil des Nasenschlauches, hängt an der Muschelzone als ein Blindsack von etwa hufeisenförmigem Seitenprofil. Seine Existenz bedeutet einen wesentlichen Unterschied gegen den Stilcharakter der Sauropsiden, welche nur die Vorhofs- und Muschelzone ausgeprägt haben. Bei den Säugetierembryonen aber wächst die epitheliale Nasenwand caudalwärts in die Keilbeingegend hinein. So entsteht eine schmale, dem Nasenseptum parallel gerichtete Ausbuchtung, eben das Cribrum, welches über den der Muschelzone (Textfig. 1 *Mz*) angehörigen Choanengang und die Choane selbst nach hinten ragt. Nur der Anfangsteil hängt mit dem Choanengang zusammen, der größere Teil des Cribrums liegt als ventral geschlossene, wirkliche Blindbucht der Nase, an welcher die Äste des Nervus olfactorius sich ausbreiten werden, innerhalb des knorpeligen, bzw. knöchernen Skeletts unter dem Gehirn.

Fig. 1.



Seitenansicht des linken Nasenschlauches vom Schwein. Schematisiert. Das Cribrum und seine Seitensäcke mit gestrichelten Linien dargestellt, die Rhachiszone ist punktiert, der Muschelwulst zwischen Sakter und Aulax schraffiert. *Au* Aulax; *an* äußere Nasenöffnung; *Cg* Choanengang; *Ch* Choane; *Cr* Cribrum; *dg* Dorsalgrat; *gs* Gesimsrand des Sakters; *Mz* Muschelzone; *Msc* Mesocribrum; *Mtc* Metacribrum; *Pc* Procribrum; *r* Rhachis. Vgl. dazu Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXI. Taf. XXIV Fig. 36 und 37.

Der ganze Nasenschlauch erhält dadurch eine charakteristische Gestalt; er erweitert sich vom äußeren Nasenloch ganz allmählich bis zur caudalen Grenze der Muschelzone und verengt sich von da bis zum cribralen Blindende in der Sphenoidalregion. Besonders deutlich ist diese Eigenschaft an dem Dorsalgrat (*dg*) und dem

Gesimsrand (*gs*) des Sakters abzulesen. Wenn man beide in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgt, so sieht man sie caudal auseinander weichen, weil der Dorsalgrat schräg aufwärts gegen das Frontale steigt, das Saktergesimse lateral immer weiter von der Mediane ab gegen das Lacrymale zieht und damit der dorsoventrale Abstand beider allmählich zunimmt.

In der Region des Cribrums findet das Umgekehrte statt. Die schmale Dorsalwand fällt schräg gegen die Sphenoidalregion ab und die laterale Wand ist schräg medianwärts gegen das Septum geneigt. Darum wird der Nasenschlauch nach hinten eng und klein und man konnte sein caudales Ende lange Zeit gar nicht als Raum der Nasenhöhle, sondern als Sinus oder Keilbeinnische betrachten.

An der hinteren Grenze der Muschelzone hat der Dorsalgrat und das Saktergesimse das höchste Maß der Divergenz, der zwischen beiden eingeschlossene Rhachiswulst (Textfig. 1 *r*) seine größte Breite und der Nasenschlauch seine größte Höhe erreicht. Hier beginnt das Cribrum verhältnismäßig hoch und verjüngt sich nach hinten. Man kann also die Muschelzone und das Cribrum zwei dreieckigen Schmalsäcken vergleichen, die mit ihrer Basis aufeinander stehen, deren Spitzen jedoch gerade entgegengesetzt, d. h. nach dem äußeren Nasenloch, bzw. dem Keilbein schauen. Freilich ist es schwer, eine ganz bestimmte Grenze beider Regionen anzugeben. Denn zwei typische Formencharaktere der Muschelregion greifen noch eine Strecke weit auf das Cribrum über, nämlich der Dorsalgrat und der Rhachiswulst des Sakters.

Das Cribrum selbst ist frei von den stilistischen Merkmalen des Sakters und beginnt seine eigne Differenzierung vorzüglich durch Produktion lateraler Ausstülpungen, der Cribralsäcke[1] und pneumatischen Blasen oder Sinus. Im allgemeinen werden zwar sämtliche Formeigenschaften, welche die Komplikation des Nasenschlauches im Stilkreise der Amnioten bedingen, durch Ausbuchtungen der lateralen Wand eingeleitet, aber während die morphologischen Differenzierungen in der Muschelzone langgedehnten, schmalrinnenähnlichen bzw. wulstähnlichen Charakter tragen (man betrachte bloß am Modell des Schweines [2, Taf. XXIV, Fig. 36 und 37] die lange Aulaxnische, das noch längere Saktergesimse und

---

[1] Statt des Ausdrucks »Cribraltasche«, welche Beecker (2, S. 601) gebraucht, verwende ich aus später erhellenden Gründen die Bezeichnung »Cribralsack«.

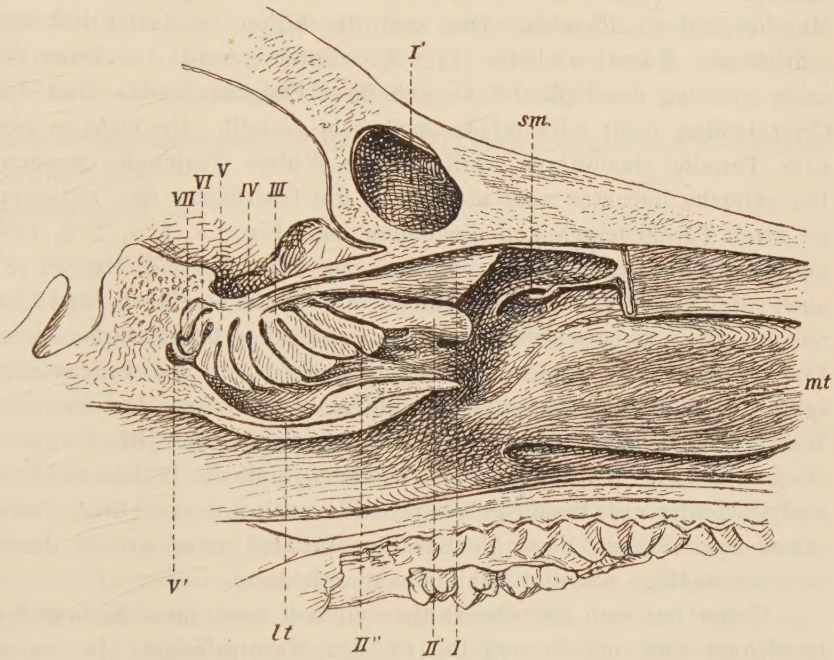
den langen Rhachiswulst), fehlt dem Cribrum die Neigung für sagittal gestreckte Nebenräume. Seine lateralen Ausstülpungen entspringen an schmalen Stellen der Seitenwand, wachsen energisch lateralwärts, d. h. in transversaler und dorsoventraler Richtung und besitzen außerdem die Eigenschaft, sich vielfach zu falten, so daß kleinere und größere Nebenräume entstehen. Die Ursprungsstellen der Seitensäcke an der lateralen Wand des Cribrums sind ferner dadurch charakterisiert, daß sie quer zur Längsachse des Nasenschlauches liegen als länglich ovale Bezirke von fast vertikaler Richtung.

In früher Embryonalzeit erscheinen, wenn auch nicht gleichzeitig, drei Seitensäcke (2, Taf. XXIV Fig. 36 und 37), schräg hintereinander an der lateralen Wand geordnet und an Größe entsprechend ihrer Ursprungsstelle verschieden, weil ja die Ausdehnung des blind geschlossenen Cribrums caudalwärts mehr und mehr abnimmt. Darum ist der erste an der Grenze gegen die Muschelregion auswachsende Cribralsack der größte und der dritte dem Blindende des Cribrums benachbarte Sack am kleinsten. Im Interesse klarer Schilderung sind besondere Namen für dieselben erwünscht; ich schlage vor, die drei Hauptseitensäcke nach ihrer Reihenfolge (Textfig. 1), den vordersten Procribrum (*Pc*), den mittleren Mesocribrum (*Msc*) und den hinteren Metacribrum (*Mtc*) zu heißen.

Zwischen je zwei Hauptsäcken sprossen später zwei weitere Seitensäcke hervor, so daß die Gesamtzahl der Cribralsäcke auf fünf erhöht wird. Die beiden intermediären Säcke entwickeln sich jedoch weniger stark, weil die drei primären Hauptsäcke ihnen den Raum beschneiden. Immerhin sind sie als Seitenräume des Cribrums wichtig und müssen durch besondere Namen unterschieden werden. Ich nenne den vorderen intermediären Sack, welcher zwischen Procribrum und Mesocribrum eingeschoben wird, das Epicribrum und den hinteren intermediären Sack, welcher zwischen Mesocribrum und Metacribrum entsteht, das Paracribrum. Die typische Reihenfolge der Säcke an der Seitenwand des Cribrums wird kurz durch folgende Formel ausgedrückt: Procribrum + Epicribrum + Mesocribrum + Paracribrum + Metacribrum. Da die Cribralzone an dem Nasenschlauch eines Schweineembryos von 2,9 cm Länge (2, Taf. XXIV, Fig. 37) ungefähr ebensogroß wie die Muschelzone ist, aber fünf Säcke in orocaudaler Reihe hintereinander bildet, so leuchtet es ein, daß deren in späterer Embryonalzeit erfolgendes Größenwachstum weniger

sagittal als vielmehr dorsoventral und lateral geschehen muß (Fig. 1 *a* und *c*, 11 *a*, 15 *a* und *c*, 17 *a*, 19 *a*, 21 *a*). Die meisten Figuren der Taf. XI und XII, welche nach Rekonstruktionsmodellen photographiert sind, zeigen die Cribralsäcke deutlich nebeneinander liegend und durch tiefe Einschnitte getrennt. Dadurch könnte beim Leser die Vorstellung erweckt werden, als bestünden solche trennende Räume in Wirklichkeit. Ich bemerke daher, daß die Modelle lediglich die

Fig. 2.



Der hintere Teil der linken Nasenhöhle von einem 3/4 Jahre alten Schwein. Die Nasenscheidewand und ein Teil des Nasoturbinale sind entfernt worden. *I—VII* erster bis achter Riechwulst; *I'* pneumatischer Raum im Stirnbein; *sm* die Öffnung in die Kieferhöhle; *mt* Maxilloturbinale; *lt* Lamina transversalis. In dem Körper des Präsphenoids sieht man die Anlage der pneumatischen Höhle *V'*. (Nach S. Paulli, Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXVIII, S. 198.)

Epithelwand des Nasenschlauches, nicht aber deren mesodermale Stütze wiedergeben. Am natürlichen Objekt umhüllen dicke Mesodermschichten das ganze Cribrum samt seinen Seitentaschen so innig, daß man die zierliche Modellierung seiner Wand gar nicht wahrnehmen könnte, wenn man die epitheliale und bindegewebige Grundlage ungetrennt studieren wollte. Der Leser muß sich also in sämtlichen Furchen und Spalten zwischen den Cribralsäcken und ihren kleineren Buchten (Fig. 1 *a* und *c*, 11 *a*, 15 *a* und *c*, 17 *a*, 19 *a* und

21 *a*) solide, die Epithelwand der Hohlräume stützende Mesodermlamellen liegend denken.

Ich will nun das Cribrum von der inneren Lichtung (Cribralhöhle) aus kurz betrachten (Taf. XI Fig. 1 *b*). Die Seitensäcke prägen nämlich auch der Innenfläche der lateralen Cribralwand ein charakteristisches Relief auf; genau so, wie die beiden Seitennischen der Muschelzone, Aulax und Sakter den Muschelwulst abgrenzen, so bilden sich zwischen den Eingängen in jeden Cribralsack mehr oder weniger starke Wülste, jedoch von ganz andrer Richtung als die wahre Muschel und die Rhachis. Das sind die bisher so ausführlich beschriebenen Riechwülste (Fig. 2). Entsprechend der transversalen Stellung der Cribralsäcke und ihrer Eingangslumina sind die Cribralwülste mehr oder minder senkrecht gestellt. Um nicht zu viel neue Termini einzuführen, will ich die Wülste Turbinalia nennen. Ich verstehe darunter aber nicht bloß die Oberfläche der zwischen je zwei Taschencingängen liegenden (auf Fig. 1 *b*, 11 *b*, 15 *b*, 19 *b* und 21 *b* sichtbaren) Wülste, sondern im Einklang mit Paulli (9) auch die Mesodermmassen, welche die Wülste stützen und als Scheidewände zwischen zwei benachbarten Säcken lateralwärts ziehen. Eine mittlere Zone dieser Zellenlagen verknorpelt und verknöchert später, um die Basallamellen zu bilden, welche von der lateralen Wand des Siebbeins vordringen und innerhalb eines Riechwulstes eingerollt sind. Während an den Modellen bloß die Wülste sichtbar sind, bedeutet der Terminus »Turbinale« auch die zugehörige, zwischen zwei Säcken liegende Basallamelle und zwar sowohl deren Skelettgrundlage als ihre Schleimhautbekleidung.

Bisher hat man die Riechwülste einfach nach ihrer Reihenfolge bezeichnet und mit Schwalbe (12) das Nasoturbinale als ersten Riechwulst, die übrigen als zweiten, dritten, vierten usw. Riechwulst gezählt (Fig. 2). Aber nachdem ich ihre Beziehung zu den Cribralsäcken nachgewiesen habe, empfiehlt es sich, statt der auch noch von Paulli (9) unverändert beibehaltenen Numerierung bestimmte Namen einzuführen. Das ist um so mehr notwendig, als es nicht angeht, die nebeneinander liegenden Riechwülste bei verschiedenen Arten ohne weiteres für homolog zu erklären, wie die spezielle Beschreibung weiter unten bezeugen wird. Indem ich für alle Wülste der lateralen Cribralwand den gemeinsamen Namen Turbinale verwende, gebe ich ihnen, welche morphologisch untrennbare Stücke der Cribralsäcke sind und niemals fehlen, dieselben Epitheta, wie den Säcken selbst, nämlich Proturbinale (*Pt*), Epiturbinale (*Et*),

Mesoturbinale (*Mst*), Paraturbinale (*Pat*), Metaturbinale (*Mtt*) (Taf. XI Fig. 1 *b*).

Die Riechwülste liegen stets am caudalen Rande jedes Sackeinganges, also trifft man bei einer Wanderung durch die Nasenhöhle von der Nasenöffnung her am Ende der Muschelzone den Eingang in das Procribrum, dann das Proturbinale, hierauf den Eingang in das kleine Epicribrum, dahinter das Epiturbinale usw. (Taf. XI Fig. 8, 9).

Die Synonymik mit Paullis (9) Nomenklatur, der die Zählung der Riechwülste am konsequentesten durchgeführt hat, ist leicht festgestellt. Das Pro- und Epiturbinale entsprechen dem medialen Ende der vorderen (*II'*) und hinteren (*II''*) Lamelle seines II. Endoturbinale = 2. und 3. Riechwulst (Textfig. 3, S. 15), das

Mesoturbinale dem medialen Ende des III. Endoturbinale = 4. Riechwulst
Paraturbinale - - - - IV. - = 5. -
Metaturbinale - - - - V. - = 6. -

Wenn ich fünf Cribralsäcke unterscheide, so stütze ich meine Behauptung auf die Analyse der Cribralregion von Säugetieren verschiedener Ordnungen (ausgenommen die Affen und den Menschen), welche ich auf Taf. XI, XII abgebildet habe. Da meine Beobachtungen bloß Embryonen, in seltenen Fällen kurz geborene Tiere betreffen, kann ich nicht entscheiden, ob später noch mehr als fünf Säcke gebildet werden. Das müssen neue Untersuchungen klären. Jedoch scheint mir die spätere Entfaltung des Cribrums mehr durch Differenzierung der typischen fünf Cribralsäcke, als durch Neubildung weiterer Seitensäcke gefördert zu werden. Die Cribralsäcke erfahren in der späteren Embryonalzeit eine feinere Gliederung, indem ihre Wand zu neuen, kleineren Seitentaschen gefaltet wird, zwischen denen natürlich neue Wülste, gestützt von Fortsätzen der knorpeligen Wand, einragen. Letztere entsprechen den Bildungen, welche Paulli Ectoturbinalia, andere Autoren verdeckte Riechwülste genannt haben.

Meine durchaus auf ontogenetischen Studien basierte Vorstellung von der Morphologie der Cribralregion ist teilweise schon von früheren Untersuchern vorweggenommen worden; nur haben diese den Gedanken nicht vollständig durchgeführt, weil sie die Entwicklungsgeschichte zu wenig beachteten. Zuerst hat O. Seydel, 1891, die ganz richtige Ansicht geäußert (13 a, S. 49): »Wenn man sich die eingerollten medialen Enden, d. h. die Riechwülste der Basallamellen fortdenkt, so würde die Regio olfactoria durch die Basallamellen in eine Reihe von Kammern geteilt, deren jede von vorn und von der

Seite des Septums her zugänglich ist.« Unzweifelhaft entsprechen diese Kammern direkt den eben beschriebenen Cribralsäcken und ihre Scheidewände (»die Basallamellen«) den Mesodermmassen, welche zwischen je zwei angrenzenden Cribralsäcken liegen.

Paulli (9) schildert im Jahre 1900 die gleiche Vorstellung mit etwas andern Worten: »In den beiden vom Plattensystem der Lamina perpendicularis, lateralis und terminalis umschlossenen Räumen werden die Seitenmassen des Siebbeins, das Labyrinth der Ethmoturbinalien, aus den obersten, dicken Teilen der Seitenplatten entwickelt. Die Ethmoturbinalien entstehen in Form parallel laufender, abgerundeter Wülste, die sich von der Lamina cribrosa auf der inneren Fläche der Seitenplatte hervorstrecken. In den Wülsten wird später ein unterstützender Knorpelstreifen gebildet, der mit den knorpeligen Sieb- und Seitenplatten zusammenwächst. Während der folgenden Entwicklung wächst jeder Wulst samt seinem Knorpelstreifen durch den einen Raum des Plattensystems gegen die Lamina perpendicularis und bildet nun eine transversal gestellte Platte, »das Ethmoturbinale« (Textfig. 3, S. 15 und Taf. XI Fig. 8, 9).

Die Ethmoturbinalplatten ziehen »radial geordnet durch den Raum des Plattensystems; von der Decke der Regio olfactoria strecken sich die oberen Lamellen vertikal nach unten, während die unteren sich von der Lamina transversalis emporheben«. Da nicht alle Ethmoturbinalia bis zum Septum reichen (Textfig. 3), unterscheidet Paulli die breitesten, d. h. die bis zum Septum reichenden Platten als Endoturbinalia (*I—V*). In den Zwischenräumen zwischen den Endoturbinalien liegen schmälere Ethmoturbinalien (1—13) (er nennt sie Ectoturbinalia), welche erst nach Entfernung der Riechwülste zum Vorschein kommen.

Indem Paulli Ectoturbinalien und Endoturbinalien streng auseinander hielt, hat er am knöchernen Siebbein eigentlich schon die Grenzen der verschiedenen Cribralsäcke erkannt; denn die Endoturbinalien entstehen aus den Mesodermmassen zwischen den fünf Hauptsäcken, die Ectoturbinalien aus den Mesodermmassen zwischen den kleineren Nebentaschen derselben.

6. *Das Cribrum von Ovis aries.*

Fig. 1 *a*, *b*, *c*, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 und 9.

Nach der allgemein orientierenden Charakteristik will ich das Cribrum des Schafes beschreiben, weil ich es am genauesten untersucht habe, teils an Schnittserien durch Embryonen von 3,0, 3,9, 4,0,

4,2, 5,0, 6,0, 17,5 und etwa 35 cm Schnauzen-Steißlänge (letzterer mit 7 cm Schnauzen-Scheitellänge) und an Köpfen von fast geburtsreifen und ausgewachsenen Schafen.

Meine Schilderung geht am besten von dem Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums eines 4,2 cm langen Schafembryos aus, welches Beecker (2) im 31. Bd. dieses Jahrbuches (Taf. XXIV Fig. 38 *a* und *b* und S. 601—602) abgebildet und vorläufig besprochen hat, hauptsächlich, um den besonderen Stilcharakter der Säugetiere in ein helleres Licht zu rücken.

Von der eingehenden Analyse dagegen mußte er absehen, weil ihm andre Entwicklungsstadien fehlten. Doch hat der Vergleich mit den später von mir ausgeführten Rekonstruktionsmodellen gezeigt, daß gerade dieses Modell die beste Übersicht über die Cribralregion bietet.

Die allgemeine Form des Cribrums ist an den Fig. 1 *a*, *b* und *c* der Taf. XI ohne weiteres zu erkennen. Bei der Ansicht von der Dorsalseite fallen auch die Hauptcribralsäcke und ihre Größenunterschiede deutlich in die Augen und die Fig. 1 *b* im Zusammenhalt mit Fig. 1 *a* zeigt die Lage der Riechwülste jeweils am caudalen Rande jeder Sacköffnung.

Das Procribrum zeichnet sich durch mächtige Entfaltung und Gliederung vor allen übrigen aus; denn es ist nicht eine einfache Blase, sondern in viele kleinere Taschen und Nischen gebuchtet. Um die stilistische Ordnung des scheinbaren Gewirres derselben zu erkennen, ist es notwendig, Querschnittsbilder zu Hilfe zu nehmen (Fig. 3—6). Diese lehren ohne weiteres, daß das Procribrum drei periphere Nebentaschen besitzt, von welchen eine dorsalwärts, die zweite lateral und die dritte ventral gerichtet ist. Wie die Abbildung und Beschreibung andrer Modelle zeigen wird, ist der Besitz von drei Nebentaschen ein gewöhnlich erscheinender Formcharakter des Procribrums (bloß beim Ameisenfresser und der Maus fand ich statt drei nur zwei Hauptnebentaschen). Da die Ursprungsstellen derselben in dorso-ventraler Richtung untereinander liegen, will ich sie einfach nach ihrer Lage als Bursa dorsalis, externa und ventralis bezeichnen. Die Seitenansicht des Modells (Fig. 1 *a*) zeigt sehr schön, daß die Taschen ein klein wenig verschoben sind; die tiefste Tasche (Bursa ventralis) steht am weitesten caudal, die höchste (Bursa dorsalis) am weitesten oral. Diese kleine Unregelmäßigkeit verleiht dem Procribrum selbst einen hohen Grad künstlerischer Anmut und Eleganz.

Die Wand der drei typischen Taschen erscheint an dem Modell durch schmale, aber tief einschneidende Buchten getrennt. Das könnte die Vorstellung erwecken, als lägen hier wirkliche Hohlräume außerhalb der Wand des Procribrums. Ich will daher nochmals daran erinnern, daß das Modell insofern eine Abstraktion der Wirklichkeit ist, als es die Epithelwand ohne das stützende Mesoderm darstellt. Am embryonalen Kopfe aber sind die scheinbaren Lücken der Außenfläche des Modells durch Gewebsmassen mesodermaler Herkunft ausgefüllt. Daher muß sich der Leser alle Räume zwischen den Cribralsäcken und ihren Nebentaschen als solide Scheidewände und den Nasenschlauch selbst von Bindegewebe ganz umhüllt denken.

Wenn man statt von außen, wie wir es bisher taten, die Wand des Procribrums von innen her, d. h. von der Lichtung aus betrachtet (Fig. 4 und 5), so sieht man die Stellen zwischen den Eingängen in die drei Bursae stärker vorgewulstet. Das sind die verdeckten Riechwülste (Zuckerkandl) oder Ectoturbinalia (Paulli). Dieselben setzen sich ohne Grenze in die Wand der benachbarten Nebentaschen fort. Daher liegt ein Wulst, beziehungsweise die seine Masse bedeckende Ektodermschicht und ein mesodermaler Keil zwischen der Bursa dorsalis und externa als Ectoturbinale dorso-externum, kurzweg Ectoturbinale *A*, ein zweiter Wulst zwischen der Bursa ventralis und externa als Ectoturbinale ventro-externum, kurzweg Ectoturbinale *B*. Zwischen der Bursa dorsalis und dem eine Strecke weit auf das Cribrum fortgesetzten Dorsalgrat des Sakters liegt ebenfalls eine Mesodermlamelle, die wulstartig den dorsalen Rand des Eingangs in das Procribrum deckt, das ist das hinterste Ende des Nasoturbinale. Die drei Bursae dorsalis, externa und ventralis werden an ihrem peripheren Gewölbe nochmals gefurcht (Fig. 4), so daß in ihre Höhle je ein kürzerer Wulst einragt und jede Tasche in zwei kleine Nischen abteilt. Als sonderbare Stileigentümlichkeit aller dieser Taschen und Nischen hebe ich ihre sagittale, dem Nasenseptum mehr oder weniger parallele Richtung hervor (Fig. 1 *a*). Dadurch erhalten die Seitenräume eine gewisse Ähnlichkeit mit den gleichfalls sagittal orientierten Nebennischen der Muschelregion, der Aulax und dem Saktergesimse.

Die vom Lumen der Nasenhöhle in das Procribrum führende dreieckige Öffnung (Fig. 1 *b*) ist zwar sehr groß, aber es ist recht schwer, sich davon durch Betrachtung der Abbildung allein zu über-

zeugen, weil das Proturbinale am caudalen Rande der Öffnung sehr stark entfaltet in die Sakterhöhle der Muschelregion vorwächst und dadurch die procribrale Eingangsspalte deckt. Der vordere Rand der Spalte geht ohne scharfe Grenze in die seitliche Sakterwand über. Der obere Rand wird vom Nasoturbinale und der untere, beziehungsweise hintere Rand von dem Proturbinale begrenzt, das in einem Winkel von etwa 45° gegen den harten Gaumen gestellt ist.

Der mittlere Cribralsack, das Mesocribrum (*Msc*, Fig. 1 *a*, 1 *c*), ist gleichfalls gekammert, jedoch in geringerem Grade als das Procribrum. Man kann nur zwei durch einen größeren Wulst (Ectoturbinale) getrennte Seitentaschen (Fig. 1 *c*) wahrnehmen, von denen die oral gelegene durch zwei, die caudal gelegene durch einen kleineren Kamm (Ectoturbinalia lateralia) in drei, beziehungsweise zwei kleinere Nischen geteilt wird. Diese beiden Seitentaschen sind denen des Procribrums im allgemeinen parallel gerichtet und bilden mit dem Gaumendache einen Winkel von etwa 45°.

Der hinterste der drei Hauptcribralsäcke, das Metacribrum (*Mtc*, Fig. 1 *a*, 1 *c*), ist am einfachsten. Er entbehrt vorerst sekundärer Seitentaschen und biegt sich augenscheinlich aus Platzmangel caudalwärts, so daß seine Lichtung dem Lumen der Nasenhöhle parallel steht.

Das Epicribrum wird von dem mächtigen Procribrum und Mesocribrum stark überwuchert, daher ist es an der Seitenansicht (Fig. 1 *a*) schwer zu sehen. Doch an der Dorsalansicht (*Ec*, Fig. 1 *c*) überzeugt man sich leicht von dessen Existenz und seiner verhältnismäßig ansehnlichen Länge in schräg dorso-ventraler Richtung. Es ist ein einfacher, unverzweigter Sack, der parallel den übrigen Säcken steht. Ebenso wird das Paracribrum (*Pac*), ein noch viel kleinerer Sack, von dem Meso- und Metacribrum verdeckt.

An der Innenseite (Fig. 1 *b*) fallen fünf Endoturbinalia, das Pro-, Epi-, Meso-, Para- und Metaturbinale oder eigentlich drei Gruppen von Endoturbinalwülsten auf. Das Pro- und Epiturbinale stellen die erste Gruppe, das Meso- und Paraturbinale die zweite Gruppe und das Metaturbinale für sich allein die letzte vor. Das rührt daher, daß der Eingang in die stark verästelten Säcke des Pro- und Mesocribrums weiter ist als die Eingänge in die übrigen Säcke und von stärkeren Randwülsten flankiert wird.

Darum erscheint das Epiturbinale, der hintere Randwulst des kleinen Epicribrums mehr wie ein Anhängsel des mächtigen Protur-

binale und das Paraturbinale, der hintere Randwulst des kleinen Paracribrums, mehr wie ein Anhängsel des kräftigeren Mesoturbinale. Wenn man die fünf Cribralwülste genau betrachtet, überzeugt man sich von der Notwendigkeit, das Nasoturbinale nicht mit ihnen in eine Gruppe zu vereinigen; denn dasselbe liegt an einer andern Zone der lateralen Nasenwand und hat auch eine ganz andre Richtung. Das scheint mir ein weiteres Moment zugunsten des nomenklatorischen Vorschlags zu sein, es überhaupt nicht Nasoturbinale, sondern Rhachis zu nennen.

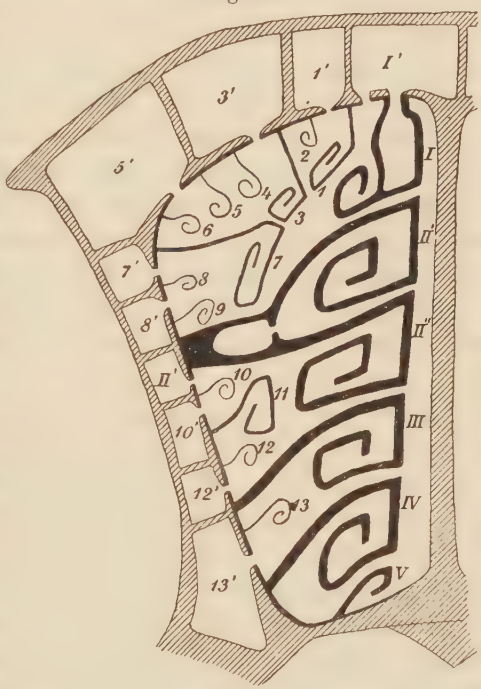
Zum Schluß will ich noch darauf hinweisen, daß die Aulax und das Saktergesimse an die unterhalb des Cribrums liegende Zone des Nasenschlauches caudalwärts ziehen. Die Aulaxnische endet ungefähr in der Mitte des Cribrums, das Saktergesimse reicht bis zum hinteren Choanenrand.

Das Cribrum ist allseitig von den Knorpelmassen der Ethmoidalregion umhüllt, natürlich viel vollständiger als die Muschelzone, weil der Choanengang in einem tieferen Niveau liegt. Der von dem vertikalen Septum seitwärts liegende Knorpelmantel der dorsalen und lateralen Cribralwand ladet wegen der lateralen Entfaltung der Cribralsäcke mächtig nach der Seite aus. Ich habe den Knorpelmantel des 4,2 cm großen Schafembryos in Wachs rekonstruiert und gebe die Innenansicht des Modells in Fig. 2 wieder. Die Innenfläche des Knorpelmantels spiegelt das negative Relief der Cribralzone des Nasenschlauches (Fig. 1 *a*). Beim Studium der Modelle überzeugt man sich, daß die Knorpellamellen zwischen den Haupteribralsäcken vordringen und schmälere Knorpelzungen zwischen den Seitentaschen der Hauptsäcke. Es ist daher überflüssig, die Einzelheiten zu beschreiben. Zudem erläutern die Transversalschnitte durch das Cribrum (Fig. 8, 9) die enge Beziehung zwischen dem Knorpelgerüst und den Hauptsäcken ohne weiteres.

Mit dem Wachstum des Embryos kompliziert sich der cribrale Abschnitt des Nasenschlauches, indem, abgesehen von der Vergrößerung der Hauptsäcke, an den Seitentaschen neue kleinere Seitennischen auftreten. Obwohl ihre Zahl nicht sehr groß ist, empfangen diese Nebenbuchten eine sehr mannigfache Krümmung und Biegung, so daß es außerordentlich schwer ist, in dem cribralen Labyrinth geburtsreifer oder junger Schafe die Orientierung zu behalten. Das vergleichende Studium der Querschnittsserien hat mir jedoch das Wesen des verwickelten Prozesses in verhältnismäßig rascher und bequemer Weise enthüllt. Ich habe zwar auch einige

Wachsmodelle von älteren Embryonen entworfen, allein die enge Lagerung der enorm gebuchteten Cribraltaschen verbietet es, sie abzubilden, noch weniger könnte der Leser an den Abbildungen solcher Modelle sich zurecht finden. Ich halte es daher für das beste, die fortschreitende Vergrößerung der Cribralsäcke an schematischen Querschnitten (Fig. 3—7) durch das Procribrum zu erläutern, an welchen die homologen Räume mit den gleichen Farben bezeichnet sind und zwar die Bursa dorsalis blau, die Bursa externa schwarz und die Bursa ventralis rot. Die in ähnlicher Weise erfolgenden Vorgänge am Meso- und Metacribrum bedürfen keiner ausführlichen Beschreibung. Um an einer Figur das Verhalten sämtlicher drei Seitentaschen zu zeigen, muß man passende Querschnitte der etwas verschoben hintereinander stehenden Seitenräume durch verschiedene Zonen des Procribrums bei gleicher Vergrößerung aufeinander zeichnen. Jeder wird ohne weitläufige Darstellung das Auftreten von neuen Seitenbuchten, sowie ihre Vergrößerung und weitere Aussackung in jedem älteren Stadium begreifen, wenn er die Fig. 3—7 der Taf. XI nebeneinander betrachtet.

Fig. 3.



Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle eines Schafes dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. *I—V* Endoturbinalia; *1—13* Ectoturbinalia; *I'*, *1'—13'* pneumatische Räume. Nach S. Paulli. Synonymik siehe oben S. 9.

Man erkennt dann zugleich, wie die Wucherung der Mesodermhülle und des Knorpelmantels gleichen Schritt mit der Ausbildung der sekundären und tertiären Buchten halten. Durch die Farbenbezeichnung ist ferner leicht ersichtlich, daß die starke Komplikation des Procribrums bei dem ältesten Schafembryo (Fig. 7) schon bei wesentlich jüngeren Embryonen (Fig. 5, 6) angedeutet ist. Der Transversal-

schnitt (Fig. 9) durch das Cribrum eines Schafembryos mit 17,2 cm Schnauze-Steißlänge und 5 cm Schnauze-Stirnlänge wurde beigegeben, um die nach derselben Weise erfolgende Differenzierung des Meso- und Metacribrums zu belegen; auch das Epicribrum hat schon mehrere Seitenbuchten gebildet.

Da das unterliegende Binde- und Knorpelgewebe bei der Verzweigung der Cribraltaschen in Mitleidenschaft gezogen wird, so steigert das Fortschreiten des Prozesses notwendigerweise die Zahl der Ectoturbinalien und die Basallamellen werden mit zahlreichen sekundären Blättern besetzt. S. Paulli (9, S. 223) hat das schließliche Resultat an 22 Schafköpfen geprüft und durch die nebenstehende Textfig. 3 illustriert.

Der Querschnitt Fig. 10 erläutert die ähnliche, aber in etwas andrer Richtung verlaufende Differenzierung der Seitentaschen am Procribrum des Schweines. Während beim Schaf zwei Taschen, die Bursa externa und ventralis, mehr lateralwärts entfaltet sind, sind die drei Taschen des Procribrums beim Schwein in dorso-ventraler Richtung aufgestellt, so daß die Lichtungen der Bursa dorsalis und ventralis einander fast parallel laufen. Diese Anordnung hängt mit der Gestalt des definitiven Schädels zusammen, dessen Orbitalregion beim Schwein viel schmäler gestaltet ist als beim Schafe.

7. *Das Cribrum von Felis domestica.*

2,4 cm Schnauze-Stirnlänge.

Fig. 11 *a*, *b*, 12, 13 und 14.

Das Cribrum eines Katzenembryos (Fig. 11 *a* und *b*) zeigt große Ähnlichkeit mit dem Cribrum des Schafes, was die Anordnung der drei Hauptabschnitte und die Differenzierung der einzelnen Partien betrifft. Auf der Außenansicht (Fig. 11 *a*) ist die Ausdehnung von Pro-, Meso- und Metacribrum deutlich und ebenso klar auf der Innenansicht (Fig. 11 *b*) die Ausdehnung von Pro-, Epi-, Meso- und Metaturbinale. Die einzelnen Cribralsäcke erscheinen weniger gefällig, d. h. plumper als beim Schaf. Das rührt daher, daß bei der Katze — auch in älteren Stadien — die Teilung in sekundäre und tertiäre Taschen keinen so hohen Grad erreicht.

Wenn wir nun die Formen im einzelnen betrachten, so finden wir, daß die Rhachis vom Gesimsgrat ebenso entfernt liegt, wie beim Schaf. Der ventral divergierende Gesimsgrat aber ist stark aufgebläht und endet ungefähr in der Mitte der Cribralzone. Das Pro-

cribrum ist bedeutend größer als Meso- und Metacribrum zusammen und auffallend stark dorsal gerichtet, so daß es den caudal jäh abfallenden Dorsalgrat weit überragt. Es besitzt drei große Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa und ventralis. Das Gewölbe aller drei Bursae zeigt eine auffallende Neigung zu stempelförmiger Verbreiterung (vgl. den Querschnitt Fig. 12, 13), das der Bursa ventralis ist bereits in zwei sekundäre Nischen geteilt. Das sehr kleine Epicribrum liegt verdeckt hinter dem Procribrum (Fig. 14). Das Mesocribrum besitzt zwei große Taschen, deren hintere medianwärts noch eine ziemlich beträchtliche Nebennische bildet. Das Metacribrum ist äußerst einfach und verläuft in lateral-caudaler Richtung.

Die Riechwülste an der inneren Cribralwand (Fig. 11 *b*) repräsentieren sich ebenfalls plumper und nicht so regelmäßig gestellt, wie beim Schaf. Wie ich an älteren Objekten bemerkte, gleicht sich das später wieder aus. Der sehr hoch dorsal liegende Eingang in das Procribrum, eine schmale, schräg sagittal verlaufende Spalte, wird von dem großen Proturbinale flankiert. Der Eingang ins seichte Epicribrum ist weit und von dem kräftigen Epiturbinale begrenzt. Dann folgt das Mesoturbinale von auffälliger Breite, wahrscheinlich, weil der Paracribralsack nicht ausgebildet ist. Daher schließt sich dem Mesoturbinale direkt das Metaturbinale an. Während beim Schaf (Fig. 1 *b*) der Dorsalgrat erst hinter dem Epiturbinale rasch ventralwärts abfällt, tritt dies bei der Katze (Fig. 11 *b*) schon in der Mitte des Proturbinale ein, eine kurze Strecke mit geringer Neigung, weiter hinten in stärkerem Maße. Dadurch ragt das Procribrum der Katze viel weiter dorsal über den benachbarten Teil des Dorsalgrates.

Da bis zu der Stelle, wo sich das Mesocribrum ausbuchtet, der Dorsalgrat schon bedeutend abgefallen ist, so besteht zwischen Pro- und Mesocribrum ein starker Absatz. Wahrscheinlich hängt die geringe Entwicklung des Meso- und Metacribrums mit der mächtigen Ausbildung des Auges zusammen.

Da sowohl das Nasoturbinale, als auch das Maxilloturbinale weniger weit caudalwärts reichen als beim Schaf, ist die laterale Wand des Cribrums viel höher und daher auch die Längenausdehnung der Cribraltaschen bei der Katze etwa doppelt so groß als ihre Breite. Der Querschnitt durch das Procribrum eines jüngeren und älteren Katzenembryos (Taf. XII Fig. 12, 13), sowie der Transversalschnitt durch das ganze Cribrum erläutern die Teilung in die (Taf. XI Fig. 14) Bursa dorsalis, externa und ventralis und

deren Neigung, sich in je zwei Nebenbuchten zu teilen. Die nebenstehende Textfigur, welche PAULLIS (9, S. 502) Abhandlung entnommen ist, beweist, daß der Faltungsprozeß nicht stärker fortschreitet. PAULLI gibt in der procribralen Höhle auch vier Ectoturbinalia an, zwei derselben, Nr. 2 und 3, werden den Knorpelzungen zwischen der Bursa dorsalis (blau), externa (grau), ventralis (rot) entsprechen, das Ectoturbinale 4 der Knorpelzunge zwischen den Buchten der Bursa ventralis (rot), und Ectoturbinale 1 wird wahrscheinlich zwischen die beiden Buchten der Bursa dorsalis (blau) später eingeschoben werden.

Fig. 4.

Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle der Hauskatze, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Nach S. PAULLI.

8. *Das Cribrum von Didelphis azarae.*

2,9 cm Stirn-Schnauzenlänge.

Fig. 15 *a*, *b*, *c* und 16.

Zuerst will ich auf die große Ähnlichkeit des Cribrums mit dem des Schafes und der Katze hinweisen, welche durch die regelmäßige Reihung der Cribraltaschen hintereinander und ihre rhythmische Größenabnahme ausgesprochen ist. Das Gleiche gilt für die Riechwülste der Endoturbinalien an der Innenfläche. Dann fällt aber (Fig. 15 *a*) das eigentümlich stempelartig verbreiterte, mehr oder weniger ovale Gewölbe aller Cribraltaschen auf, wie es schon bei der Katze angedeutet ist. Der Eingang in das Procribrum (Fig. 15 *b*) ist dorsoventral sehr groß. Er reicht fast bis an die Muschel und wird im unteren Zweidrittel von dem ersten Riechwulst, Proturbinale bedeckt. Dorsal liegt die Öffnung ziemlich frei und man sieht daraus ein großes Ectoturbinale ragen. Das Procribrum (Fig. 15 *a* und 16) zerfällt in drei große Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa und ventralis, deren Gewölbe außerordentlich breit gestaltet ist. Man hat den Eindruck, als ob die drei Taschen von der Seite gegen die

Medianebene komprimiert wären und darum nicht so zierlich wie beim Schaf und bei der Katze abstehen.

Das Epicribrum (Fig. 15 *a* und *c*), das beim Schaf gar leicht übersehen werden kann, ist mächtiger entwickelt als bei allen andern von mir untersuchten Tieren und in zwei sekundäre Taschen von ansehnlicher Größe geteilt. Die hintere derselben liegt frei. Sie ist auf der Seitenansicht (Fig. 15 *b*) direkt wahrzunehmen. Die vordere (Fig. 15 *c*) dagegen schiebt sich oral an den Stiel des Procribrum heran und wird deshalb von letzterem ganz verdeckt, sowie von Knorpel so sehr umhüllt, daß sie im Skelett des Proturbinale eingeschlossen liegt (Fig. 16).

Das Mesocribrum (Fig. 15 *a* und *c*) ist verhältnismäßig einfach. Es hat zwei Seitennischen, deren vordere direkt lateral gestellt ist, während die hintere nach rückwärts ragt und sich lateralwärts biegt, so daß ihr verbreitertes Ende sich zwischen die übrigen in Reih und Glied stellen kann. Das Paracribrum ist nicht angelegt.

Das Metacribrum (Fig. 15 *a* und *c*) läuft schräg rückwärts gleich der hinteren Tasche des Mesocribrums als ein einfacher, schmaler Blindsack, dessen Blindende sich medial-oralwärts umbiegt und in der Tiefe ein verdecktes Säckchen bildet, das nur an dem Modelle, nicht im Bilde sichtbar ist.

Wenn wir jetzt das Cribrum von der Lichtung aus (Fig. 15 *b*) betrachten, so sehen wir die Turbinalia in derselben regelmäßigen Anordnung hintereinander liegend wie die Cribraltaschen. Das Proturbinale ist ein großer, dreiseitig pyramidenförmiger Riechwulst; Epiturbinale, Meso- und Metaturbinale nehmen gleichmäßig an Größe ab und legen sich dachziegelartig übereinander. Sie sind nämlich alle von seitlich komprimierter, unregelmäßig kegelförmiger Gestalt.

Zwischen Epi- und Mesoturbinale wird (jedoch nur am Modelle) ein ziemlich großes Ectoturbinale sichtbar, welches die beiden Seitennischen des Mesocribrums trennt.

9. *Das Cribrum von Arvicola arvalis.*

1,6 cm Steiß-Schnauzenlänge.

Fig. 17 *a*, *b* und 18.

Das Modell zeigt vier Hauptsäcke von geradezu schematischer Einfachheit. Das Procribrum hat zwei große Seitentaschen (Fig. 17 *a*), deren untere aber schon die künftige Teilung andeutet. Ihr Eingang (Fig. 17 *b*) ist durch das mächtige, kegelförmige Proturbinale fast ganz verdeckt. Das Epicribrum, ein kleiner Blindsack, liegt

verdeckt zwischen Pro- und Mesocribrum. Ein kleines Epiturbinale (Fig. 17 *b*) umsäumt seinen hinteren Eingangsrand. Einfach ist das Mesocribrum; es hat nur zwei verhältnismäßig große, sekundäre Taschen. Das Metacribrum ist ungeteilt. Ebenso einfach ist das Meso- und Metaturbinale.

Ich gebe einen Querschnitt durch das Procribrum (Fig. 18) bei, um die Lage der beiden Seitentaschen und zugleich meine Vermutung zu illustrieren, daß die untere Tasche sich späterhin in eine Bursa externa (grau) und Bursa ventralis (rot) teilen wird.

10. *Das Cribrum von Myrmecophaga didactyla.*

11,3 cm Steiß-Schnauzenlänge und 2,4 cm Stirn-Schnauzenlänge.
Fig. 19 *a*, *b* und 20.

Das Cribrum des jungen Tieres zeigt einen ganz eigenartigen Stilcharakter, wenn auch die einzelnen Abschnitte ebenso deutlich nachzuweisen sind, wie bei den bisher besprochenen Tieren.

Die Cribralsäcke (Fig. 19 *a*) sind flach und breit und enthalten durchweg weite Räume, im Gegensatz zu der engen Lichtung der Cribralsäcke bei den bisher untersuchten Arten. Auch die Eingänge (Fig. 19 *b*) sind lang und weit. Die vier Cribralsäcke (Fig. 19 *a*) sind dorso - ventral langgestreckt, ja die Höhe der hinteren Taschen nimmt im Gegensatz zu dem Verhalten der bisher besprochenen Modelle bedeutend zu. Das ganze Cribrum läuft eben nicht dreieckig spitz nach hinten, sondern dehnt sein caudales Blindende enorm dorso-ventral. Darum sind Meso- und besonders Metacribrum hohe, halbmondförmige Taschen.

Fig. 5.

Myrmecophaga jubata. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Nach S. Paulli.

Das Procribrum zeigt zwei große, weite Seitentaschen (Fig. 20), die durch ein mäßig hohes Ectoturbinale getrennt sind. Durch die plumpe Gestalt der Seitentaschen und das breite Gewölbe derselben

wird man an die Form des Procribrums beim *Oppossum* erinnert, aber zugleich erkennt man den Unterschied, daß statt drei Bursae nur zwei vorhanden sind. Trotz vieler Mühe ist es mir nicht gelungen, die Homologie der Seitentaschen bei beiden Tierarten zu ergründen. Ich lasse es daher unentschieden, ob die obere Tasche bei *Myrmecophaga* (Fig. 20) der Bursa dorsalis oder der Bursa dorsalis + externa des *Oppossum* entspricht. Wie die beistehende Textfig. 5 von Paulli bezeugt, wird die Procribralhöhle später noch stärker gebuchtet, so daß fünf Endoturbinalien einragen. Mangels älterer Stadien kann ich über die Homologie nichts aussagen. Das Proturbinale (Fig. 19*b*) ist ein seitlich stark komprimierter, kegelförmiger Wulst, der ziemlich weit in die Muschelzone reicht. Das Epicribrum ist seicht, aber deutlich abgegrenzt und sehr langgezogen. Das Pro- und Mesocribrum schieben sich aber so nahe zusammen, daß an der Seitenansicht des Modells nur sein oberer Rand sichtbar wird. Das Epiturbinale ist ein langgezogener, rundlicher Wulst. Das Mesocribrum ist eine weite, langgestreckte Tasche, deren Gewölbe durch ein schwaches Ectoturbinale in zwei Seitentaschen getrennt ist. Hinter dem sehr scharf geschnittenen Mesoturbinale liegt das einfache, aber sehr lange und flache Metacribrum. Das Metaturbinale ist nicht hoch.

11. *Das Cribrum von Talpa europaea.*

2,75 cm Schnauze-Steißlänge.
Fig. 21*a*, *b*, 22 und 23.

Das letzte meiner Rekonstruktionsmodelle, das linke Cribrum von *Talpa europaea*, ist ein sehr einfaches Gebilde. Es zeigt die Hauptsäcke in typischer Weise wie das Modell von der Feldmaus. Doch finden wir an ihnen eine reichere Gliederung, die etwas an die des embryonalen Schafes erinnert.

Das Procribrum (Fig. 21*a*) zeigt seine drei typischen Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa, ventralis. Der Eingang (Fig. 21*b*) ist wie bei *Arvicola arvalis* durch ein großes, stumpfes Proturbinale zu einem Spalt verengt. Hinter dem Procribrum folgt das Epicribrum, ein einfacher, schmaler Sack mit ziemlich weitem Eingang. Dorsal lehnt sich das Epicribrum an das Mesocribrum an. Das Mesocribrum zeigt drei Seitentaschen. Sein Eingang ist durch das breite Mesoturbinale flankiert. Das Paracribrum fehlt. Das Metacribrum bildet einen einfachen, schmalen, ziemlich langen Sack.

12. *Die pneumatischen Nebenhöhlen (Sinus) des Cribrums.*

Nach der allgemeinen Beschreibung der Modelle erübrigt die Schilderung der pneumatischen Nebenhöhlen oder Sinus, auf welche S. Paulli durch eine ganz hervorragende Untersuchung (9) die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Da Paulli deren Ursprungsort, Lage und Ausdehnung bei einer sehr großen Anzahl von Säugetieren vorzüglich festgestellt hatte, bemühte ich mich, gewissermaßen zur Ergänzung seiner Angaben, die Entwicklungsgeschichte der Nebenhöhlen zu verfolgen. Aber bald mußte ich einsehen, daß dazu ein außerordentlich reichliches Material sowohl an Embryonen als von Individuen der verschiedensten Jugendstadien notwendig ist. In Ermangelung desselben dürfen die folgenden Angaben nur den Wert einer vorläufigen Mitteilung beanspruchen.

Ich schicke meinen Betrachtungen die Definition der lufthaltigen Sinus voraus, welche S. Paulli gegeben hat: Die pneumatischen Höhlen entstehen als kleine, wohlabgegrenzte, leere Ausstülpungen der Nasenschleimhaut. Sie bilden Räume, die sich von der Nasenhöhle ganz emanzipieren und mit ihr später durch scharfbegrenzte, meist kleine Öffnungen kommunizieren. Die Vergleichung dieser Räume bei verschiedenen Säugetieren muß, wie Schwalbe (12) schon richtig betont hat, auf die Lage der Öffnungen basiert werden, d. h. auf die Punkte der Nasenhöhlenwand, von denen die Sinus entwickelt worden sind. Homolog liegende Ausfaltungspunkte zeigen homologe pneumatische Räume an. Alle übrigen Verhältnisse, z. B. die Ausbildung der Höhlen in den Knochen haben für die Vergleichung keine Bedeutung.

Zuerst will ich den vordersten Sinus maxillaris, die Kieferhöhle, besprechen. Sie findet sich nach Paulli (9, S. 555 und 556) konstant bei allen Placentaliern (ausgenommen die Pinnipedier) und fehlt nur ganz wenig Arten innerhalb sehr verschiedener Ordnungen. Hauptsächlich im Oberkiefer liegend verlängert sie sich meistens in mehrere Knochen des Schädels (Jugale, Palatinum, Lacrymale, Nasale, Frontale, Prae- und Basisphenoid). Sie wird im mittleren Gang der Nasenhöhle an der Grenze zwischen dem Nasoturbinale und der Seitenplatte des Siebbeins entwickelt, so daß ihre Eingangsöffnung von bogenförmigen Ausschnitten beider Knochen umrahmt ist.

Nach diesen Angaben muß der Sinus maxillaris ein Produkt des Cribrums sein; denn seine Bildungsstätte liegt hinter dem Naso-

turbinale, d. h. hinter der Muschelzone. In der Tat entsteht er aus dem Procribrum als ein ovaler, etwas hakenförmig ventral gekrümmter Nebensack, den ich bisher nicht weiter besprochen habe. Bei allen von mir untersuchten Arten ist die orale Wand des Procribrums wie ein schmaler, oralwärts vorspringender, hohler Kamm gestaltet, der einer Verlängerung der Bursa dorsalis zu vergleichen wäre, wenn sich an ihm Ectoturbinalfalten entwickeln würden, und wenn der Hohlkamm nicht unterhalb der procribralen Seitentaschen und unabhängig von ihnen ventral herabsteigen und sich mehr oder weniger weit caudalwärts aufblähen würde. Ich werde diesen Seitenraum kurzweg Sinus maxillaris nennen, obwohl ich sein weiteres Schicksal nicht verfolgt habe und eine Korrektur durch spätere, genaue Studien nicht ausgeschlossen erscheint. Denn er liegt gerade an der Stelle, welche durch PAULLIS Beschreibung genauer bekannt wurde, nämlich hinter dem Nasoturbinale und vor dem oralen Rande der Seitenplatte des Siebbeines. Er ist unzweifelhaft ein Produkt des Procribrums, weil er mit dessen Höhle direkt zusammenhängt und weil seine Lichtung durch den Eingangsspalt des Procribrums zugänglich ist.

Bei *Didelphis azarae* (Fig. 15 *a*) setzt sich der Sinus durch eine kleine Einknickung von der Bursa dorsalis ab und entwickelt sich unterhalb der Bursa externa und ventralis zu einem plumpen, großen Hohlsack. Bei *Myrmecophaga didactyla* (Fig. 19 *a*) zeigt der Sinus ähnliche Gestalt; er bildet einen mächtigen Hohlsack. Bei *Arvicola arvalis* (Fig. 17 *a*) ist der Sinus maxillaris eine hohe, schmale, energisch gebogene und etwas schräg gestellte Tasche. Oral von ihr fällt eine kleine Nische in der Sakterwand auf, deren Bedeutung und Homologie ich nicht feststellen konnte. Bei *Felis domestica* (Fig. 11 *a*) ist der Sinus maxillaris des Procribrums schmal und unansehnlich. Er steigt zu einem caudal spitzgeschlossenen Seitenwulst des Nasenschlauches herab, der beim ersten Anblick an den Hohlsack des Sinus maxillaris vom *Oppossum* und Ameisenfresser erinnert. Aber die Betrachtung von innen her zeigt, daß die Ausbuchtung noch zum Sakter gehört; denn sie liegt ventral unterhalb der Procribralöffnung. Durchaus abweichend von den bisher geschilderten Verhältnissen ist der Befund beim Schaf (Fig. 1 *a*). Hier hängt der Sinus maxillaris als eine langstielige, birnförmige Blase an der Seitenwand des Nasenschlauches vor dem Procribrum. Es ist ganz unmöglich, eine engere Beziehung zum ersten Cribralsacke nachzuweisen. Neue Untersuchungen bei andern Wiederkäuern und Huf-

tieren müssen die Frage entscheiden, ob der Sinus maxillaris der Huftiere und der übrigen von mir geprüften Säugetiere homolog ist, oder ob hier eine ganz eigenartige, stilistische Differenzierung vorliegt.

Die Bildung der übrigen Sinus habe ich bloß beim Schaf bruchstückweise verfolgen können. Da meine Beobachtungen die Angaben Paullis bestätigen, schicke ich seine Beschreibung voraus (9, S. 224 u. 225). »Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen hervor, deren kleine, abgerundeten und ovalen Öffnungen in den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen liegen. Die Höhlen breiten sich im Fornix cranii und in medialer Orbitalwand aus und ihre Ursprungsteile sind in typischer Weise angeordnet: im Fornix liegt die eine Höhle lateral von der andern, in medialer Orbitalwand die eine unterhalb der andern, aber während der folgenden Ausbreitung der Höhlen in den Knochen schlängeln sie sich in sehr unregelmäßiger Weise zwischen einander und die typische Lagerung geht verloren. Die Systeme zeigen große Variationen. Die Zahl der Höhlen ist sehr verschieden bei den verschiedenen Individuen, sieben bis acht Höhlen kommen am häufigsten vor, aber die Zahl kann sich bis zu elf vergrößern und mitunter bieten die beiden Hälften eines Kopfes Variationen dar.« Die oberen Höhlen *1'*, *1'*, *3'*, *5'* und *7'* zeichnen sich durch ihr regelmäßiges

Fig. 6.

Kopf eines Widders, von oben gesehen, mit dem Umriß der pneumatischen Höhlen. Nach S. Paulli.

Auftreten aus, nur selten kommen hier neue Höhlen vor, während die unteren »orbitalen« Höhlen *7′—13′* dagegen einem lebhaften Variieren der Nummern unterworfen und in der Regel sehr klein sind. Auch erreichen sie nur bei Reduktion ihrer Anzahl einen größeren Umfang. Die frontalen Höhlen haben eine sehr konstante Ausbreitungsweise, wie sie die Textfigur 6 erläutert (vgl. Textfig. 3).

Bei einem Embryo von 17,2 cm Schnauzen-Steißlänge fand ich einige und bei einem Embryo von etwa 35 cm Schnauzen-Steißlänge sechs der von Paulli beschriebenen Höhlen als Produkte des Procribrums sicher angelegt. Weiter caudal liegende Sinusanlagen waren noch so wenig differenziert, daß ich keine bestimmten Angaben darüber machen kann. Um völlige Klarheit zu gewinnen, habe ich zwar die Serien teilweise rekonstruiert, doch verbietet die Kompliziertheit der Modelle, sie abzubilden. Ich bin dadurch zu der Überzeugung gekommen, daß die pneumatischen Höhlen Differenzierungen der Seitennischen von Cribralsäcken sind und daß der größte Teil aus dem Procribrum entsteht. Im allgemeinen liegen die Ursprungsstellen der Sinus beim Schafe an einer bestimmten Zone der lateralen Cribralwand, nahe dem ventralen Ursprunge der Cribraltaschen, also in dem Raum zwischen der Reihe der Cribralsäcke einerseits und der lateralen Kante des Saktergesimses anderseits (Taf. XI Fig. 1 *a*).

Aus der Bursa dorsalis entspringen drei Sinus und zwar ein Sinus aus dem oralen Rande der medialen Nische — Sinus Bursae dorsalis internus; er pneumatisiert später das Nasoturbinale. Paulli bezeichnet ihn in seinen Abbildungen als pneumatische Höhle *I′* (Textfig. 3). In dichter Nachbarschaft entspringen zwei Sinusblasen gemeinsam aus der lateralen Nische der Bursa dorsalis. Sie entsprechen den pneumatischen Höhlen *I′* und *II′* Paullis. Ich muß sie Sinus Bursae dorsalis externus *a* und *b* nennen. Bei den meisten Schafen fand sie Paulli, wie auch ich, verschmolzen. Im ausgebildeten Schädel werden sie vom nächsten Sinus von hinten und an den beiden Seiten umfaßt.

Der vierte Sinus kommt aus der medialen Nische der Bursa externa und entspricht der pneumatischen Höhle *3′* Paullis, welche die übrigen an Größe bedeutend übertrifft, zum eigentlichen Sinus frontalis wird und auch die Hornzapfen pneumatisiert, wie ich an einem behörnten Widderschädel feststellen konnte. Er steigt dorsal, breitet sich im Frontale bis zur medianen Scheidewand aus und kommt zum Teil sogar über die pneumatisierte Rhachis zu liegen.

Die Ausbreitung hängt ganz von der Ausbreitung des Sinus Bursae dorsalis externus ab.

Dicht daneben entspringt aus der lateralen Nische der Bursa externa ein fünfter Sinus, entsprechend der pneumatischen Höhle 5′ Paullis. Am ausgebildeten Schädel liegt er zum größten Teil zwischen der Gesichts- und Augenhöhlenfläche des Tränenbeins und erstreckt sich noch etwas ins Frontale.

Der letzte Procribralsinus, entsprechend der pneumatischen Höhle 7′ Paullis, entspringt an der unteren Vereinigungsstelle der drei Nischen der Bursa ventralis; er liegt beim erwachsenen Tiere lateral und unter dem vorigen als ein kleiner, schmaler, ziemlich langer Sack fast ganz im Os lacrymale.

Resümee der morphogenetischen Resultate.

1) Der Stilcharakter des Cribrums liegt in der Bildung lateraler, mehr oder weniger vertikal stehender Ausstülpungen, der Cribralsäcke, während die Muschelzone des Nasenschlauches sagittal gestreckte Seitenräume, die Aulax und das Saktergesimse produziert.

2) Am embryonalen Cribrum sprossen drei Hauptseitensäcke, Pro-, Meso- und Metacribrum, deren Eingänge senkrecht zur Längsachse des Nasenschlauches stehen. Dazu treten in älteren Wachstumsstadien noch zwei intermediäre Säcke, das Epi- und Paracribrum.

3) Das Wachstum aller fünf Seitensäcke erfolgt in lateraler und dorso-ventraler Richtung.

4) Der hintere Rand jedes Einganges in einen Cribralsack wird durch einen Wulst, den Riechwulst, flankiert. Wir bezeichnen sie als Endoturbinalwülste und unterscheiden sie entsprechend den Säcken als Pro-, Epi-, Meso-, Para- und Metaturbinale.

5) Das Nasoturbinale sive Rhachis gehört zur Muschelzone. Es darf nicht als erster Riechwulst gelten, wie alle früheren Autoren glaubten.

6) Die Form der Cribralsäcke wird später noch mehr kompliziert (freilich in verschiedenem Grade bei verschiedenen Arten), indem homologe Seitentaschen entstehen, z. B. am Procribrum meist drei Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa und ventralis, welche wieder sekundäre Nischen bilden.

7) Zwischen allen Seitenräumen des Cribrums liegen knorpelige und verknöchernde Scheidewände: die Endoturbinallamellen zwischen

den Hauptcribralsäcken, die Ectoturbinallamellen zwischen den Taschen und Nischen der Hauptsäcke.

8) Der Sinus maxillaris ist ein Produkt des Procribrums. Die übrigen pneumatischen Höhlen wachsen zum Teil aus dem Procribrum, zum Teil aus den andern Cribralsäcken heraus.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich — Wilhelm Karl Blendinger — zu Gleisenau, Bez.-Amt Haßfurt, als Sohn des verstorbenen Kgl. prot. Pfarrers Wilhelm Blendinger und seiner Frau, Julie geb. Wucherer, am 20. Februar 1878 und protestantisch erzogen.

Nach dem Besuch der Volksschule zu Gollhofen, Bez.-Amt Uffenheim, machte ich die vier ersten Klassen der Lateinschule zu Windsbach durch. Darauf setzte ich mein Studium an dem Kgl. Alten Gymnasium zu Würzburg fort, unterbrach dasselbe in der achten Klasse und bezog im Herbste 1897 die Kgl. Tierärztliche Hochschule zu München, wo ich im Jahr 1901 die tierärztliche Fachprüfung bestand. Nach Ableistung meiner Militärdienstpflicht begann ich am 1. Mai 1903 naturwissenschaftliche Studien an der Kgl. Universität Erlangen, hauptsächlich in Zoologie, Botanik und Geologie, und vollendete im März 1904 unter Herrn Professor Fleischmanns Anleitung vorstehende Arbeit.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.